

Willi Hennig et l'objet paléontologique

Pascal TASSY

Laboratoire de Paléontologie, UMR 8569, Muséum national d'Histoire naturelle,
8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)
ptassy@mnhn.fr

Cet article est issu d'une communication donnée lors du Forum Willi Hennig à l'occasion des Journées Annuelles de la Société Française de Systématique à l'Université Pierre et Marie Curie (19-21 septembre 1996)

Tassy P. 1999. — Willi Hennig et l'objet paléontologique. *Geodiversitas* 21 (1) : 5-23.

RÉSUMÉ

On analyse dans cet article le point de vue de Willi Hennig sur l'apport de la paléontologie en matière de reconstruction phylogénétique, tel qu'il est exprimé principalement dans *Phylogenetic Systematics* et *Die Stammesgeschichte der Insekten (Insect Phylogeny)* à partir de quatre thèmes : (1) l'utilisation des fossiles à des fins de reconstruction phylogénétique ; (2) la pertinence des données paléontologiques vis-à-vis de la théorie de la systématique phylogénétique ; (3) la pertinence de la systématique phylogénétique vis-à-vis des théories sur le processus évolutif ; (4) la classification des fossiles et la systématique phylogénétique. Les liens entre la cladistique et la paléontologie ont été souvent conflictuels et le sont encore parfois, mais la lecture de l'œuvre de Hennig ne montre pas de réelle minoration de l'information paléontologique, même si l'interprétation hennigienne du critère de « précedence géologique » ne fait pas de la paléontologie la science phylogénétique par excellence. Les conflits ont été entretenus par une mauvaise compréhension, par les paléontologues, de la notion d'âge des taxons, d'une mauvaise lecture faite des critiques de pratiques répandues en paléontologie qui concernaient en fait les méthodes évolutionnistes en général et non la paléontologie en tant que telle (tournant autour de la confusion entre structure de parenté – *pattern* – et processus) et, enfin, par les développements de cladistes post-hennigiens, notamment anglo-saxons, parfois éloignés des orientations de Hennig lui-même. On souligne par ailleurs que Hennig, à propos de paléontologie, a abordé la question du lien entre l'analyse des caractères et le processus évolutif, en des termes qui anticipent les discussions sur le rôle des modèles en matière de construction de phylogénies moléculaires.

MOTS CLÉS

Hennig,
phylogénie,
paléontologie,
systématique phylogénétique,
cladistique.

ABSTRACT

Willi Hennig and the palaeontological object.

This paper analyses Willi Hennig's viewpoint on the information brought by palaeontology in connection with phylogeny reconstruction. This analysis is mainly based on two books, *Phylogenetic Systematics* and *Die Stammesgeschichte der Insekten (Insect Phylogeny)* where the treatment of four topics is detailed: (1) the use of fossils for phylogeny reconstruction; (2) the insight of palaeontological data on the theory of phylogenetic systematics; (3) the insight of phylogenetic systematics on theories dealing with evolutionary processes; and (4) the classification of fossils in the phylogenetic system. The connection between cladistics and palaeontology has been a source of conflicts up to the recent years. But Hennig did not minimize palaeontological information, even if his definition of the criterium of "geological precedence" does not put palaeontology as the science of phylogenetics *per se*. Persistence of conflicts are due to three sources: the misunderstanding by paleontologists of the notion of age of taxa; cladistic critics of evolutionary methods which were understood as critics of palaeontology as a discipline (an aspect connected to the confusion between pattern and process); post-hennigian cladistic literature, especially in the english-speaking circles, sometimes different from Hennig's own views. It is also emphasized that Hennig, with a palaeontological example, discussed the question of the relation between process (mode of evolution) and character analysis in terms that anticipate modern debates on the connection of evolutionary models with parsimony analysis, especially in the molecular field.

ABSTRACT

Hennig,
phylogeny,
palaeontology,
phylogenetics,
systematics,
cladistics.

Les premiers commentateurs en France de l'œuvre de Willi Hennig (et principalement de *Phylogenetic Systematics*) furent naturellement des entomologistes [voir historique de l'impact des idées hennigiennes dans Dupuis (1979)]. Toutefois, dans les années soixante-dix, années au cours desquelles la systématique phylogénétique s'imposa sous la dénomination de « cladisme », on trouve parmi les « militants » du hennigisme de nombreux paléontologues, paléontologues vertébristes à l'instar de Hoffstetter (1973). C'est là un paradoxe puisque la systématique phylogénétique fut critiquée vivement par d'autres paléontologues, souvent parmi les plus prestigieux. Une telle situation n'est pas propre à la France et se retrouve dans d'autres pays, en Grande-Bretagne et aux États-Unis notamment. Les raisons de l'émergence d'un tel paradoxe sont multiples. Pour beaucoup, et depuis fort longtemps, la phylogénétique en tant que science his-

torique était l'affaire des paléontologues. De fait, c'est parmi les paléontologues que l'on rencontre nombre des cladistes des années soixante-dix. Pourtant la systématique phylogénétique n'est pas d'inspiration paléontologique, en ce sens qu'elle ne donne pas une place primordiale à la science des êtres fossilisés. C'est donc aussi parmi les paléontologues que figurent les critiques les plus ardents du cladisme. Il n'est pas sûr, toutefois, que dans les cercles paléontologiques on ait bien lu à l'époque *Phylogenetic Systematics*.

Le présent article n'a pas pour but d'aborder la vaste question des liens qu'entretiennent les études paléontologiques des fossiles et la reconstruction d'arbres phylogénétiques. Ce thème a d'ailleurs été abordé avec, bien sûr, des vues conflictuelles aussitôt que Haeckel popularisa la notion de phylogénie et d'arbre phylogénétique. On peut même remonter plus avant, au début du XIX^e siècle, à l'aube de la science évolutionniste.

Dans sa *Philosophie zoologique*, Lamarck publia un arbre illustrant les relations de parenté entre les êtres vivants mais, en parallèle, son étude des invertébrés fossiles du bassin de Paris ne lui fournit pas matière à dessiner des arbres évolutifs bien qu'espèces fossiles et actuelles fussent classifiées dans une même systématique. Bref, depuis les origines jusqu'à l'époque contemporaine, le fossile joue un rôle ambigu, en tout cas controversé, vis-à-vis de la notion de phylogénie [même, par exemple, en se cantonnant à la sphère des idées hennigiennes : on comparera avec profit les points de vue de Schöch (1986) et de Smith (1994) d'une part, et ceux exprimés dans l'ouvrage dirigé par Schmidt-Kittler & Willmann (1989), d'autre part]. Je n'ai pas non plus failli à la règle en donnant mon point de vue de paléontologue cladiste ici et là (voir notamment Tassy 1981a, 1993, 1996 ; Goujet *et al.* 1983 ; Goujet & Tassy 1997). Néanmoins le sujet traité ici n'a pour ambition que d'inviter le lecteur à se pencher sur l'œuvre même de Hennig et tenter de préciser la conception qu'avait Hennig de l'information paléontologique et de son rapport à la systématique phylogénétique. Cet article soutient que les paléontologues auraient largement bénéficié d'une lecture clairvoyante de ce qu'a écrit Hennig : *Phylogenetic Systematics* et *Die Stammesgeschichte der Insekten* fournissaient aux paléontologues les moyens de réhabiliter – en tout cas de réévaluer – la paléontologie dans le concert des disciplines phylogénétiques, précisément au moment où la biologie moléculaire prenait son essor. Je déduis que les dénégations les plus fortes de la pertinence des données paléontologiques viennent des commentateurs et disciples de Hennig, notamment anglophones, bien plus que de Hennig lui-même. Enfin cette rapide revue des thèmes paléontologiques abordés par Hennig montre que bien des points de vue cladistiques actuels, qui réhabilitent la paléontologie, paraphrasent en partie ce que Hennig a écrit ou préconisé il y a plus de trente ans.

Les débats scientifiques se développent parfois sur fond d'agressivité entre disciplines, agressivité qui a d'autant plus de force qu'elle se nourrit de méconnaissance et de malentendus. Méconnaissance des travaux paléontologiques de Hennig

qui, installé à Stuttgart en 1963, y travailla jusqu'à sa mort en se focalisant au contact de Schlee sur les insectes fossiles de l'ambre de la Baltique et du Liban – une vingtaine d'articles de 1964 à 1972 et d'autres posthumes [voir notamment Schlee (1978 : 384, 385 ; 1981 : xiv)] – sans remonter à deux articles des années trente déjà consacrés aux fossiles de l'ambre de la Baltique (Hennig 1938, 1939). Malentendu, surtout, sur ce qu'a écrit véritablement Hennig dans *Phylogenetic Systematics* (1966). Méconnaissance, à nouveau, de la partie théorique de *Die Stammesgeschichte der Insekten* (1969, traduction annotée en anglais en 1981 sous le titre *Insect Phylogeny*), où est détaillée la question de l'inclusion des fossiles dans les classifications, et de son chapitre II entièrement consacré aux fossiles ; méconnaissance pas nécessairement d'origine linguistique puisque Schmidt-Kittler & Willmann (1989 : 5) qualifient ce livre de l'un des plus importants livres de paléontologie apparus dans l'Allemagne d'après-guerre tout en soulignant qu'il a pourtant pratiquement été ignoré des paléontologues de langue allemande.

La présente discussion sur la paléontologie vue par Hennig [essentiellement à partir de *Phylogenetic Systematics* (Hennig 1966) mais pas seulement] s'articule autour de quatre points :

- l'utilisation des fossiles à des fins de reconstruction phylogénétique ;
- la pertinence des données paléontologiques vis-à-vis de la théorie de la systématique phylogénétique ;
- la pertinence de la systématique phylogénétique vis-à-vis des théories sur le processus évolutif ;
- la classification des fossiles dans la systématique phylogénétique.

L'UTILISATION DES FOSSILES

Dans cette section, je vais essayer de montrer que pour Hennig, l'étude des fossiles et des formes actuelles est identique sur le plan opérationnel. On sait que le système hennigien repose sur l'analyse de l'holomorphe, c'est-à-dire la totalité des sémaphorontes successifs dont un individu

prend l'aspect au cours de son existence. Cette analyse est menée à travers celle de la totalité des caractères du sémaphoronte (Hennig 1966 : 7). L'étude de la totalité des caractères du sémaphoronte – l'holomorphe – est donc une façon d'approcher sa réalité génétique, c'est-à-dire sa position dans l'extension de la totalité des relations (relations ontogénétiques + relations tokogénétiques + relations phylogénétiques) dites hologénétiques (Hennig 1966 : 30). C'est pourquoi la systématique phylogénétique n'est qu'une approche d'un système idéal qui serait celui reflétant les relations phylogénétiques dans leur ensemble (Hennig 1966 : 29). Hennig, en effet, voit d'abord la phylogénie comme une histoire de l'évolution, comme le flux temporel de populations interfécondes successives (Hennig 1966 : 81). La construction d'arbres phylogénétiques n'est qu'une approche partielle, c'est un schéma d'argumentation phylogénétique fondé sur des données spécifiées et ces données, bien entendu, ne peuvent inclure la totalité des caractères. Le sémaphoronte est conçu comme une fabrique de caractères, mais les caractères qui nous sont perceptibles sont ceux dont est fait l'organisme à un moment quelconque (Hennig 1966 : 63).

L'idée du grand nombre de caractères en tant qu'approche de la « totalité » est au cœur du système hennigien : à de nombreuses reprises Hennig souligne que l'analyse phylogénétique nécessite le plus grand nombre possible de caractères (Hennig 1966 : 120, 121, 132). Or, seuls des fragments d'individus morts, plus exactement de sémaphorontes (dont on ne peut savoir s'ils appartiennent ou non à une même communauté de reproduction), sont donnés au paléontologue (Hennig 1966 : 63).

Ceux qui, pour diverses raisons, se défient de la paléontologie, ont depuis toujours avancé cet aspect fragmentaire de l'information apportée par les fossiles afin de minorer l'impact des propositions des paléontologues. Hennig n'est cependant pas de ceux-là. Certes, l'approche paléontologique est purement morphologique (Hennig 1966 : 63). Cette faiblesse intrinsèque rejette-t-elle pour autant la paléontologie hors du champ de la systématique phylogénétique ? Hennig répond par la négative car, dans la pra-

tique, l'étude des formes actuelles n'est pas si éloignée de celle des fossiles : en néontologie l'espèce reconnue avec l'aide de critères morphologiques n'est qu'une approximation de l'espèce génétique (Hennig 1966 : 66-68). Les corrélations entre relations génétiques et caractères holomorphologiques sont toujours limitées et incomplètes (Hennig 1966 : 66, 67). Ces limites, quoi qu'on en dise, sont toujours déterminées empiriquement (Hennig 1966 : 67), c'est-à-dire par la contingence de la recherche. L'espèce néontologique, principalement fondée sur la morphologie, n'est qu'une approximation de l'espèce biologique. Par là même, espèce néontologique et espèce paléontologique ne sont pas fondamentalement différentes.

Sur le plan pragmatique, les fossiles sont donc interprétables comme le sont les formes actuelles. Le fossile n'est alors considéré avec moins de faveur que l'organisme actuel que parce qu'il fournit à l'observateur, en théorie et en pratique, une moindre quantité de caractères. Qui peut nier cela ?

LA PERTINENCE DES DONNÉES PALÉONTOLOGIQUES VIS-À-VIS DE LA THÉORIE DE LA SYSTÉMATIQUE PHYLOGÉNÉTIQUE

Une fois reconnues les limites du fossile quant à l'information holomorphologique, que peut-on tirer des données paléontologiques ? Des résultats cruciaux pour la systématique phylogénétique, selon Hennig lui-même, résultats qui sont simplement liés au fait que les fossiles offrent des données supplémentaires, toutes propres, en principe, à contrôler/réfuter les données prises sur les formes actuelles.

L'ANALYSE DES CARACTÈRES

Concernant l'analyse des caractères, les fossiles permettent de combler des lacunes qui séparent parfois les formes actuelles (Hennig 1966 : 142), de telle sorte qu'ils permettent d'élucider des problèmes concernant les relations entre groupes frères qui seraient impossibles à résoudre à partir des seules formes actuelles. Hennig donne à ce sujet deux exemples empruntés aux insectes

(Hennig 1966 : 144) et aux échinodermes (Hennig 1966 : 144, 145).

Ce faisant, Hennig choisit des cas où des hypothèses de parenté fondées sur le partage d'apomorphies chez les groupes actuels sont erronées. Dans le premier (diptères appartenant au groupe des Bibionomorpha), des fossiles du Jurassique identifiés comme faisant partie de taxons actuels démontrent que l'apomorphie prêtée aux actuels est apparue par convergence.

Dans le second (échinodermes de la superfamille des Echinoidea), une hypothèse de proche parenté entre cidaridés et autres échinoïdes actuels est réfutée par l'examen des cidaridés fossiles. Les fossiles sont utilisés pour résoudre le problème des parentés entre trois grands groupes, les Cidaridae (A), les Echinothuridae (B) et le groupe C formé par tous les autres échinoïdes (Fig. 1). Il existe bien une apomorphie (il s'agit du test rigide) partagée par les Cidaridae (A) et les autres échinoïdes (C) et absente chez les Echinothuridae (B) ; mais les cidaridés fossiles – qui n'ont pas ce trait à l'état dérivé – montrent que l'apomorphie est en fait apparue plusieurs fois par convergence. Aujourd'hui (Smith 1984), les Cidaridae ne sont effectivement pas considérés comme proches parents des autres échinoïdes, mais ce sont d'autres caractères qui sont mis à contribution : les « cidaridés » fossiles au test mou sont désormais classés en dehors des Cidaroida, dans des taxons qui se sont différenciés avant la séparation des trois groupes envisagés par Hennig. Toutefois, sur le plan méthodologique, cela ne retire rien à la pertinence du raisonnement suivi. Bref, Hennig intègre tout à fait les fossiles dans l'analyse des caractères en montrant leur rôle qui peut parfois être décisif. Il répond donc par avance à un commentaire tardif du paléomammalogiste Thenius (1979). Ce dernier montre en effet, à l'aide de nombreux exemples, que les fossiles peuvent réfuter des hypothèses de parenté entre groupes frères fondées sur les formes actuelles, comme si la démarche cladistique était étrangère à la paléontologie. La conclusion de Thenius, selon laquelle la classification cladistique n'est valable que pour les taxons contemporains, ne tient malheureusement pas non plus compte des développements de Hennig (1969 : 34-37 ; 1981 :

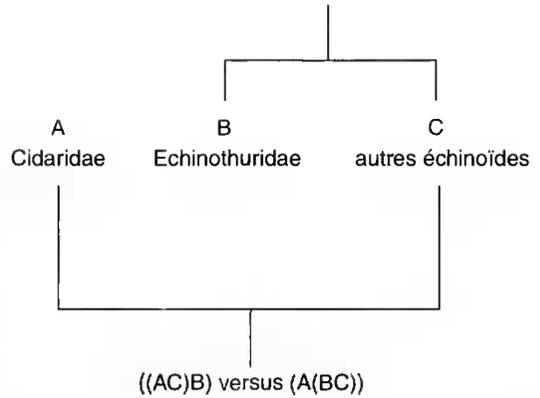


Fig. 1. — Comparaison des relations de parenté des Cidaridae (A) vis-à-vis des Echinothuridae (B) et des autres échinoïdes (C) selon la démarche suivie par Hennig (1966). Une apomorphie est partagée par les représentants actuels des Cidaridae (A) et par les autres échinoïdes (C) (relations indiquées en bas). Mais l'hypothèse de monophylie de (AC) est réfutée par le fait que cette apomorphie est absente chez les Cidaridae fossiles. Les groupes B et C sont en fait apparentés (relations indiquées en haut).

28-34) sur les notions de « *echte Stammgruppel* » et « *unechte Stammgruppe* » (c'est-à-dire de groupe-souche véritable/groupe-souche factice) et de « *Gruppe* » vs « **Gruppe* », notions qui touchent à l'aspect nomenclatural de la pratique de la classification et qui seront abordées dans la section ayant trait à la classification des fossiles. Dès 1966, Hennig (Hennig 1966 : 190) prend exemple sur la relation entre crocodiles et oiseaux (Archosauromorpha) qui est celle de deux groupes frères, obscurcie par l'hiatus morphologique séparant les deux groupes et l'inclusion des crocodiles dans les reptiles, thème qui sera repris lors de la mémorable controverse avec Mayr à propos de la classification phylogénétique des amniotes (Mayr 1974 ; Hennig 1974). Il est tout à fait symptomatique de rappeler aujourd'hui les développements ultérieurs de la controverse. Après que Løvtrup (1977) et Gardiner (1982) aient considéré oiseaux et mammifères comme deux groupes frères – à partir des données prises sur l'actuel –, le travail de Gauthier *et al.* (1988) réfute cette hypothèse d'une manière qui répond parfaitement à la démarche hennigienne explicitée dans les pages 142 à 145 de l'ouvrage de 1966 : l'inclusion des fossiles permet précisément de confirmer la

monophylie des archosauromorphes et de démontrer que les apomorphies partagées par les oiseaux et les mammifères actuels sont des convergences.

On peut conclure que les points de vue cladistiques minorant le rôle des fossiles (voir notamment Patterson 1977, 1981) allaient bien au-delà de ce que préconisait Hennig.

L'ÂGE DES TAXONS

L'âge d'un fossile – sa position stratigraphique – n'équivaut pas à l'âge du taxon auquel il appartient (des taxons, vaudrait-il mieux écrire : par exemple, une nageoire antérieure dévonienne identifiée comme *Panderichthys* sp. est nécessairement attribuée à un taxon classifié tout aussi bien au niveau du genre que de la famille et de toutes les catégories de rang supérieur à la famille).

Selon Hennig, les fossiles permettent d'identifier l'âge des taxons dès lors qu'ils sont interprétés en termes de systématique phylogénétique, c'est-à-dire situés dans un cadre hiérarchique d'emboîtements de groupes frères, fondés sur la notion de synapomorphie (Hennig 1966 : 165). En effet, ce cadre permet de distinguer âge d'origine et âge de différenciation. Les fossiles, une fois intégrés dans un schéma comprenant les groupes actuels, permettent :

- de préciser l'âge desdits groupes ;
- d'anticiper sur l'existence de fossiles dûment localisés dans un *pattern* phylogénétique mais non découverts dans la chronologie impliquée par le *pattern* au moment de l'étude.

Hennig a défini l'âge d'origine d'un groupe monophylétique comme étant également celui de son groupe frère, c'est-à-dire l'âge de l'espèce-souche des deux groupes frères. La Figure 2 montre trois espèces X, Y et Z regroupées en deux taxons A et B. L'âge de différenciation t_2 du taxon A est celui de la dichotomie qui conduit à chacun des deux groupes frères X et (YZ), c'est-à-dire l'âge de l'espèce-souche du taxon A. C'est aussi l'âge d'origine de (YZ), c'est-à-dire du taxon B. L'âge d'origine t_1 du taxon A est aussi celui de son groupe frère.

Afin de rappeler la démarche hennigienne, reprenons un seul des exemples (Fig. 3) illustrés par Hennig (Hennig 1966 : 167). Trois groupes X, Y et Z possèdent respectivement les trois états a, b

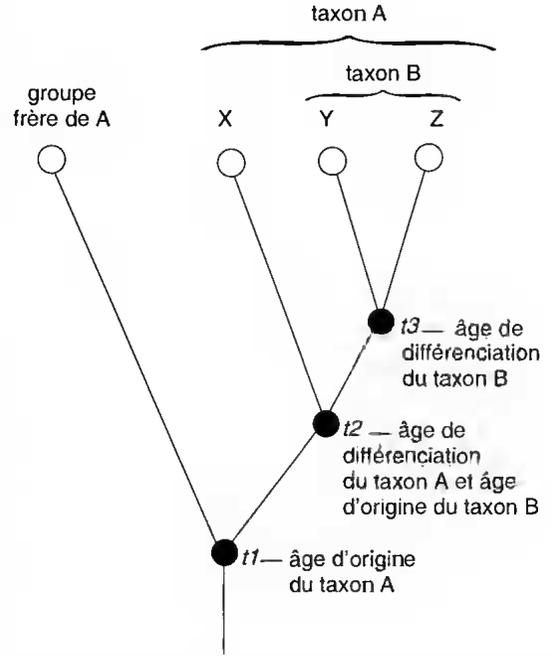


FIG. 2. — La notion d'âge d'origine et d'âge de différenciation selon Hennig.

et c d'un caractère dont le morphocline est $a \rightarrow b \rightarrow c$. La découverte à l'âge t_F (*terminus post quem non* selon Hennig) d'un fossile F possédant l'apomorphie de (YZ), c'est-à-dire l'état b, montre trois choses :

- le fossile appartient au groupe (YZ) ;
- l'âge d'origine t_1 de (YZ) est nécessairement plus ancien que t_F ;
- par voie de conséquence, l'existence du taxon X est prouvée à l'âge t_F .

En revanche, sur la seule base de la possession de l'état b, le fossile F peut être situé sur la figure selon les quatre positions 3A, 3B, 3C et 3D. En conséquence, F ne dit rien de précis sur l'âge de t_2 [âge de différenciation de (YZ) et âge d'origine de Y et de Z] par rapport à t_F . Seule la découverte d'un fossile possédant l'état c connu chez Z permettrait de caler t_2 en démontrant que t_2 est nécessairement plus ancien que l'âge de ce fossile. L'euhéristique développée par Hennig n'a de sens que si une apomorphie permet de localiser le fossile dans le cladogramme. L'âge, par lui-même, ne dit rien sur ce point. La possibilité de prévoir l'existence des taxons à telle ou telle époque est

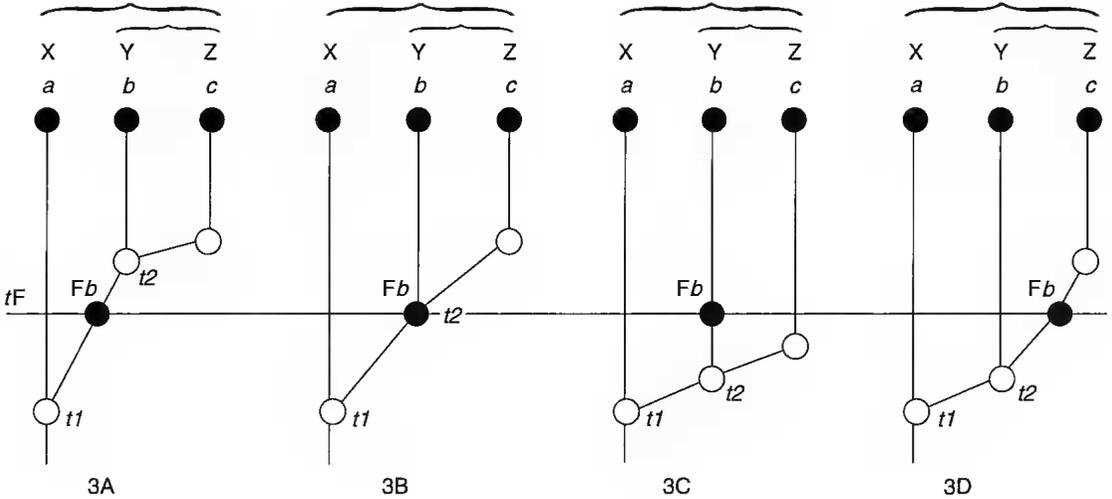


Fig. 3. — Information apportée par les fossiles sur l'âge d'origine et l'âge de différenciation des taxons actuels (modifié de Hennig 1966).

l'une des forces conceptuelles de l'approche hennigienne de la reconstruction phylogénétique. Tout en reconnaissant qu'une telle façon de voir n'est pas nouvelle, Hennig remarquait (Hennig 1966 : 168) qu'une telle anticipation n'avait jamais été très pratiquée jusqu'alors¹. On est loin, en tout cas, de l'approche simpliste critiquée explicitement par Hennig (Hennig 1966 : 163, 164) – si répandue à l'époque en paléontologie et que l'on rencontre encore aujourd'hui – selon laquelle un fossile, parce qu'il montre un caractère connu dans un groupe : (1) appartient à ce groupe ; (2) indique l'âge d'origine du groupe s'il en est le plus ancien représentant.

Même si, pour illustrer l'impact de la paléontologie, Hennig a développé dans son ouvrage de 1966 un exemple théorique à partir de son groupe favori – les diptères – il souligne que son raisonnement éclaire aussi bien la question de l'origine des Mammalia parmi les fossiles que

l'on dit « reptiles mammaliens » (Hennig 1966 : 169) que celle de la différenciation des céphalopodes, ammonoïdés inclus (Hennig 1966 : 170, figs 53, 54). Ce faisant, il en profite pour démontrer la nature ambiguë, voire fictive, de l'information chronologique transmise par les arbres phylogénétiques traditionnels où les relations entre groupes se font entre groupes ancestraux appartenant à différents grades, et de groupe ancestral paraphylétique à groupes descendants monophylétiques : entre autres difficultés, la conception de tels arbres ne permet pas d'appliquer les notions d'âge d'origine et d'âge de différenciation.

À lire la littérature paléontologique des années soixante-dix, il est patent que l'approche hennigienne n'a pas révolutionné les pratiques. Il faut attendre les années quatre-vingt-dix pour qu'émergent des recherches fondées, d'une part sur la construction d'un schéma de parenté permettant d'hypothétiser l'âge d'origine et l'âge de différenciation et, d'autre part, sur l'intégration du schéma dans la dimension stratigraphique. La corrélation entre le *pattern* phylogénétique – le cladogramme – et les archives paléontologiques – extension stratigraphique – permet de mesurer l'ampleur des « lignées fantômes » (le terme est de Norell 1992), induites par le schéma mais non

1. La démarche hennigienne a rarement été commentée de près par les paléontologues. Peut-être une coquille dans la légende de la figure 57 page 167 de Hennig 1966 [non corrigée dans la version allemande de Hennig (1982 : 162)], entraînant une certaine confusion, en est-elle responsable. En effet, à la dernière ligne de la légende, il convient de lire « *but it does prove the existence of group a* » à la place de « *but it does prove the existence of group c* ».

retrouvées dans les archives géologiques, Cette mesure se concrétise sous la forme d'indices de corrélation entre le cladogramme et les archives stratigraphiques (par exemple Norell & Novacek 1992 ; Fisher 1992 ; Benton & Storrs 1994 ; Huelsenbeck 1994 ; Salles 1995 ; Wagner 1995 ; Sidall 1996 ; Benton & Hitchin 1996 ; Hitchin & Benton 1997). J'y vois un effet tardif de l'approche hennigienne traitant de l'âge des taxons ainsi que de la notion de polarité des caractères, sujet qui fait l'objet du paragraphe suivant.

LA POLARITÉ DES CARACTÈRES

L'assimilation ancien = primitif et récent = évolué est au cœur de la paléontologie évolutionniste à tel point que les théoriciens de l'école (par exemple Mayr 1986 : 151) voient dans la paléontologie la source prééminente de la recherche de la polarité. On le sait, ce point de vue, l'un des plus débattus, a été rejeté par les auteurs cladistes se réclamant de Hennig.

Hennig reconnaît, comme on vient de le voir, l'intérêt des fossiles dès lors qu'ils sont intégrés dans le système phylogénétique, mais il va plus loin et affirme (Hennig 1966 : 165) que les organes qui se fossilisent le mieux devraient être plus étudiés par les néontologistes qu'ils ne le sont généralement, même s'ils ne jouent pas un grand rôle pour la définition phylogénétique des groupes actuels. Dans ce cas, les fossiles pourraient alors être mieux intégrés et les relations de parenté en général seraient mieux connues : il s'agit bien, avant la lettre, d'une bonne définition de la *total evidence* au sens de Gauthier *et al.* (1988). Selon ces derniers auteurs, en effet, l'inclusion des taxons fossiles est partie prenante de la notion de *total evidence* : plus grand est le nombre de caractères et de taxons analysés simultanément à partir d'une même matrice, meilleures sont les chances d'obtenir un arbre qui s'approche de la réalité. Ce qui ne veut pas dire que les organes qui se fossilisent le plus facilement (comme les ailes des diptères ou les dents de mammifères) doivent nécessairement résoudre les problèmes de parenté (Hennig 1969 : 32 ; 1981 : 27).

Intégrer formés fossiles et actuelles dans une même analyse et étudier avec attention les caractères

fossilisés ne donne pas pour autant au fossile un rôle prééminent dans l'établissement d'hypothèses de polarité des transformations des caractères, c'est-à-dire de mise en évidence des apomorphies. S'il est un point où Hennig ne se fait guère d'illusions sur la force de la paléontologie, c'est dans sa capacité à restituer la phylogénie sans autre analyse que celle de la prise en compte de la datation de la strate dans laquelle est découvert le fossile.

Selon Hennig (Hennig 1966 : 140), le processus phylogénétique n'est pas donné en tant que tel au paléontologue. La méthode paléontologique ne permet pas de déterminer directement les relations de parenté ; elle ne fournit des résultats qu'en coopération avec les autres méthodes de systématique phylogénétique (Hennig 1966 : 142). Par méthode paléontologique, il faut comprendre ici l'approche intuitive selon laquelle la ressemblance et la position chronologique des fossiles s'éclairent mutuellement de telle sorte que l'évolution se lirait quasiment dans les pierres, selon une formule maintes fois reprises par les cladistes afin de la démentir : un tel point de vue tiendrait de la « superstition » (Nelson & Platnick 1981 : 333) ou tomberait dans « le piège du bon sens » (Dupuis 1986 : 233). On le sait, seule une analyse permettant de partitionner la ressemblance en apomorphie, plésiomorphie, homoplasie aboutit à l'énoncé d'une hypothèse de parenté phylogénétique. Or, sur ce point, l'information stratigraphique n'est pas cruciale.

Néanmoins, il convient de reconnaître que Hennig est plutôt optimiste sur l'information paléontologique. Ce sont plutôt les commentateurs cladistes ultérieurs, y compris paléontologues [voir notamment l'article de Schaeffer *et al.* (1972) qui eut un grand retentissement], qui ont insisté sur la faiblesse intrinsèque de l'approche stratigraphique. Dans Hennig 1966, le critère de la « précédence géologique » est le premier cité des critères de polarisation des caractères, ce que Hennig appelle la « phylogénie de caractère » – *Merkmalsphylogenie* – à la suite de Zimmermann (1937). On ne peut toutefois y trouver l'énoncé de la primauté de l'information paléontologique. En effet, Hennig écrit (Hennig 1966 : 95) : « *If in a monophyletic group a particular character condition occurs only in older fossils,*

and another only in younger fossils, then obviously the former is the plesiomorphous and the later is the apomorphous condition of a morphocline [si dans un groupe monophylétique l'état d'un caractère est présent seulement chez les plus anciens fossiles tandis que l'autre état est présent chez les plus récents, le premier est alors l'état plésiomorphe du morphocline et le second l'état apomorphe]. Cette définition a été plus d'une fois commentée ; elle est notamment reprise par De Jong (1980) de telle sorte que Forey (1992 : 135) attribue à De Jong ce qui est à Hennig, dans une revue par ailleurs tout à fait informée ! Tout, évidemment, est dans la restriction de départ, c'est-à-dire dans la reconnaissance préliminaire (hors paléontologie donc) de la nature monophylétique dudit groupe. Or, ce dont il s'agit est bien de découvrir la nature monophylétique ou non d'un groupe d'organismes donné. La citation de Hennig est donc, malgré les apparences, différente du point de vue de Simpson (1975 : 14, « *for any group with even a fair fossil record there is seldom any doubt that characters usual or shared by older members are almost always more primitive than those of later members* »), cité *in extenso* par Mayr (1986 : 152) sur le même sujet : « Pour tout groupe dont l'enregistrement fossile est convenable, il y a rarement doute sur le fait que les caractères partagés par les plus anciens membres sont presque toujours plus primitifs que ceux des membres les plus récents ». On a là tout ce qui sépare l'approche analytique de l'approche narrative, l'analyse de *pattern* et celle de processus : le préalable est, dans un cas, l'hypothèse de monophylie et, dans l'autre, des archives fossiles jugées convenables, « *fair* ». Personne ne s'y est trompé, au demeurant, et ce qui est resté du point de vue de Hennig sur la paléontologie est bien que « le processus phylogénétique n'est pas donné en tant que tel au paléontologue » (Hennig 1966 : 140, « *The phylogenetic process as such is not supplied to the paleontologist* »).

L'assimilation ancien = primitif et récent = évolué n'est donc pas véritablement au centre de la théorie hennigienne, mais elle y est admise dans le cas de groupes monophylétiques. Or, on sait que la restriction hennigienne impliquant la nature monophylétique du groupe étudié est en elle-

même insuffisante. Le critère ne s'applique en toute rigueur qu'à une lignée qui se transforme sans production de diversité – une séquence ancêtre-descendant (Paul 1982) –, sans différenciation taxinomique, selon un processus de gradualisme phylétique (voir par exemple Tassy 1991 : 171 ; 1993 : 68 ; Darlu & Tassy 1993 : 57). Le préalable d'unicité de la lignée en question – lignée phylétique – est strictement fondé sur la confiance dans l'exhaustivité des archives fossiles, c'est-à-dire sur une opinion non quantifiable (malgré les estimations sur les taux de sédimentation, Levinton 1988 : 335-338). En outre, Janvier (1986 : 115) a remarqué, dans une perspective hypothético-déductive, un point rarement discuté : dans la pratique, les lignées phylétiques sont rarement réfutées même lorsque les données découvertes ultérieurement à la construction permettent de le faire, preuve de la structure intuitive de la lignée.

Tout cela limite considérablement l'application du critère et fait de la précedence géologique un critère auxiliaire de polarisation des caractères et non primordial.

Telle est la source du divorce entre Hennig et la mouvance cladistique d'une part, et certains paléontologues d'autre part, principalement paléontologues stratigraphes.

Je fais partie de ces paléontologues qui ont partagé le point de vue de Hennig et des cladistes post-hennigiens. Il convient de ne pas se tromper de cible. La systématique phylogénétique n'est pas inféodée à une discipline particulière, elle n'est pas de l'entomologie ni de la paléontologie. La systématique phylogénétique est une approche globale ; c'est, en réalité, la science de la systématique dans toute son ampleur. Les critiques qu'a pu faire Hennig à propos de tel ou tel exemple paléontologique ne s'adressaient pas à la paléontologie en tant que telle mais à une systématique non phylogénétique, pratiquée par des paléontologues. Aussi Hennig cite-t-il des exemples de systématique non phylogénétique pratiquée par des néontologues : en a-t-on jamais déduit que Hennig battait en brèche la néontologie ? Non, comme l'a répété Nelson (1994), le cladisme n'est rien d'autre qu'une réforme de la systématique, c'est-à-dire une réforme d'une certaine façon de pratiquer la systématique. Il était donc

abusif de laisser croire que la paléontologie ne pouvait pas séduire les phylogénéticiens, sous prétexte que l'évolution ne se lit pas dans les pierres ainsi que Nelson & Platnick (1981) l'ont dit et répété. Aussi la minoration du rôle de la paléontologie par des cladistes utilisant les fossiles (par exemple Schaeffer *et al.* 1972 ; Patterson 1977, 1981 ; Forey 1982 ; Janvier 1984) a-t-elle souvent été prise par erreur comme une minoration de la pertinence intrinsèque de la discipline alors qu'il s'agissait d'une minoration des concepts évolutionnistes non phylogénétiques qui, bien entendu, influençaient la recherche paléontologique. Par exemple, en défendant la pratique d'une paléontologie cladistique (Tassy 1981a), je fus interprété par Halstead (1981) comme un partisan de la cladistique qui rejetait la paléontologie.

En conclusion, la place laissée par Hennig au critère de « précédence géologique » n'est pas nulle. Mais ses limites d'application, supérieures encore à ce qu'imaginait Hennig, en font un critère accessoire lié au cas particulier des lignées phylétiques, aspect marginal de la reconstruction phylogénétique. On reviendra néanmoins sur cette marginalité dans le paragraphe suivant.

LA PERTINENCE DE LA SYSTÉMATIQUE PHYLOGÉNÉTIQUE VIS-À-VIS DES THÉORIES SUR LE PROCESSUS ÉVOLUTIF

Phylogenetic Systematics est un ouvrage où sont clairement opposés, dès les premières pages, le système idéal (reflétant les relations hologénétiques dans leur totalité) et le système phylogénétique préconisé par Hennig, en tant que corpus méthodologique (Hennig 1966 : 29). Toutes les propositions de la systématique phylogénétique sont des hypothèses scientifiques et, en tant que telle, la « systématique phylogénétique [...] est soumise aux procédés de contrôle, correction et nouveau contrôle » (Hennig 1966 : 122, « *checking, correcting, and rechecking* »), une phrase de Hennig parmi les plus citées. Hennig n'aborde pas explicitement la question du dualisme entre structure de parenté (*pattern*) et processus. Celui-ci deviendra l'un des grands thèmes de la cladis-

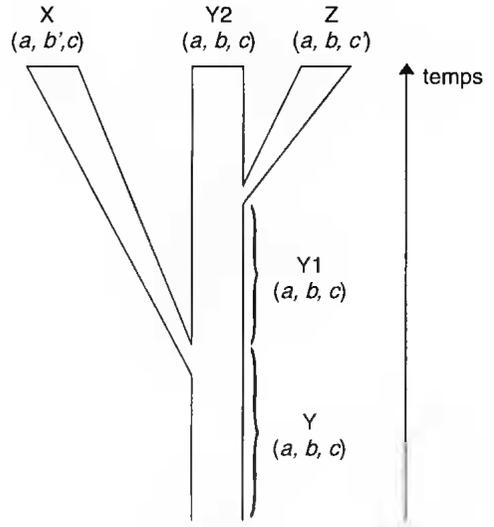


FIG. 4. — La limite d'application de la méthodologie cladistique (modifié de Hennig 1966). a, b-b', c-c', séries de transformations de caractères ; X, Y, Y1, Y2, Z, espèces.

tique, notamment après l'ouvrage de Eldredge & Cracraft (1980). Pourtant, ce point est au cœur de *Phylogenetic Systematics* dans la mesure où Hennig sépare clairement (Hennig 1966 : 59, 60, 89-91), d'une part, la reconstruction d'arbres vus comme représentations du processus évolutif et, d'autre part, celle d'arbres vus comme schémas d'argumentation phylogénétique, c'est-à-dire de distribution des apomorphies. C'est peut-être d'ailleurs ce qui distingue fondamentalement *Phylogenetic Systematics* d'un des livres phares de la systématique des années soixante si prisés des paléontologues, *Principles of Animal Taxonomy* de Simpson (1961), où la source d'information phylogénétique (*pattern*) est principalement tirée d'un savoir préexistant sur la phylogénie (*process*), savoir fourni en grande partie par la paléontologie, comme on l'a vu plus haut.

Or, à propos du processus évolutif pris dans sa dimension historique, Hennig aborde un cas de figure où son approche méthodologique échoue à identifier les relations phylogénétiques (Hennig 1966 : 212, 213). On a là une excellente illustration des limites de la cladistique (Fig. 4).

De quoi s'agit-il ? De trois espèces contemporaines, X, Y2 et Z, qui sont le fruit de deux cladogénèses. La deuxième spéciation est responsable

de l'émergence des deux espèces sœurs Y2 et Z, mais aucune synapomorphie ne permet de déceler l'étroite parenté de Y2 et de Z. Si le processus évolutif s'est déroulé de cette manière, l'approche hennigienne échoue. Tout autre traitement de la ressemblance échoue aussi, car aucune méthode morphologique ne permet de mettre en évidence cette parenté. Seule l'inscription de la totalité du processus dans la colonne stratigraphique (l'archivage intégral dans les pierres) nous permettrait de voir, littéralement, que Y, Y1 et Y2 sont réellement différentes du point de vue des relations phylogénétiques (mais morphologiquement identiques) et, par voie de conséquence, que Y2 et Z sont étroitement apparentées. La systématique phylogénétique reconstitue les liens de parenté, mais ne les voit pas.

Face à cet exemple, la conclusion de Hennig est pragmatique. Ce n'est pas parce que l'on peut concevoir des situations où la systématique phylogénétique est impuissante, qu'il faut éviter d'en appliquer les méthodes chaque fois que c'est possible. Cette conclusion de bon sens, apparemment simpliste, a été battue en brèche de deux façons : par les paléontologues et par les phylogénéticiens constructeurs d'arbres où se reconnaissent de nombreux biologistes des molécules. Pour beaucoup de paléontologues, le cas de figure choisi par Hennig est précisément l'un des canons de la recherche paléontologique évolutionniste qui admet que seule l'identification factuelle du processus évolutif au moyen d'archives complètes permet de concevoir les liens phylogénétiques (Godinot 1997). Ce point de vue remonte loin. Il est notamment illustré par la théorie des lignées de Depéret (1907), héritée non seulement de son maître Gaudry (1866), mais aussi de Hilgendorf (1867, 1879) et de Waagen (1869), précurseurs de la biostratigraphie évolutive. La stratophénétique de Gingerich (1979) en est la formulation moderne : les phylogénies construites par ce dernier auteur sont des arbres évolutifs illustrant le processus de spéciation d'une façon très proche de la Figure 4, la superposition stratigraphique guidant l'analyse morphologique (en l'occurrence biométrique). On retrouve là la question de l'utilisation des données stratigraphiques à des fins de polarisation des caractères (ce qui revient à émettre des hypothèses de lien phylogénétique) vue dans le

paragraphe précédent. Cette façon de concevoir la construction phylogénétique est fondée, à mon sens (Tassy 1991, 1996b), sur deux ambiguïtés. D'abord la confusion épistémologique entre fait et théorie : si la superposition stratigraphique est un fait, le lien exclusif entre deux organismes qui se succèdent dans le temps est une théorie. Ensuite, la confiance non quantifiable et irrémédiablement intuitive dans la qualité (= exhaustivité) des archives paléontologiques. De tout temps ce point a été controversé [voir notamment le dialogue entre Harper et Platnick (1978)]. Enfin, cette question essentielle touche à celle du prestige du paléontologue en tant que dépositaire d'un savoir permettant de formuler ce que l'on peut appeler le « verdict du spécialiste ». Bref, cette question de pure méthodologie débouche sur la sociologie des sciences : on ne s'étonnera donc pas des réactions des paléontologues.

En fin de compte, le modèle d'évolution conçu par Hennig permet d'illustrer les sources des réticences des paléontologues vis-à-vis de la systématique phylogénétique, sources tirées de deux constats opposés : (1) les archives fossiles sont suffisamment riches pour que l'on puisse lire l'évolution dans les strates géologiques sans avoir à invoquer de procédure analytique des caractères – c'est le point de vue que l'on vient de citer – ; (2) l'opinion inverse considère que les archives fossiles sont bien trop lacunaires (à la manière de ce qu'écrivait Darwin dans le chapitre IX de *On the Origin of Species*) pour que les comparaisons cladistiques que l'on peut tirer de ce qui est connu aient un sens vis-à-vis de la réalité, de la « vraie » phylogénie. Le travail dévolu au paléontologue est alors celui d'exhumer les fossiles en attendant le moment où est enfin remplie la condition d'exhaustivité des archives fossiles, afin de se retrouver dans la situation première et lire l'évolution dans les strates.

Les constructeurs d'arbres, modélisateurs de l'évolution et simulateurs de processus, ont, depuis une vingtaine d'années, conçu des situations comparables à celle envisagée par Hennig, où le processus évolutif est tel que l'analyse hennigienne des caractères (= cladistique = de parcimonie) est impuissante à découvrir les parentés réelles. Felsenstein (1978) parmi les premiers en a fourni un, devenu un cas d'école célèbre :

sachant un arbre vrai, certaines branches ont des taux d'évolution très différents pour l'ensemble des caractères et ces taux sont répartis sur les branches de telle sorte que l'analyse cladistique reconnaîtra comme synapomorphies ce qui est en réalité homoplasie. Je ne détaillerai pas plus l'exemple et je renvoie aux nombreuses discussions qu'il a suscitées (voir notamment Felsenstein 1981, 1983 ; Farris 1983 ; Sober 1983, 1988 ; Tassy 1991 ; Darlu & Tassy 1993). Ce modèle – comme tous les modèles, toutes les simulations incluant toutes les sophistications possibles, où l'on envisage *a priori* un processus évolutif dont le résultat est l'obscurcissement inévitable du message phylogénétique – ne dit qu'une chose : les hypothèses de synapomorphies peuvent être des erreurs. Cela ne disqualifie pas, pour autant, la recherche des synapomorphies dans le cadre de la systématique phylogénétique (Tassy 1996a) : comment connaître la réalité en dehors de la mise en application d'une procédure de recherche ?

La réalité du processus évolutif nous est inconnue. Prenons une vingtaine d'espèces parmi n'importe quel grand groupe d'êtres vivants. Qui peut avoir la prétention de choisir *a priori* parmi les multiples modèles évolutifs qui ont pu opérer, le bon modèle, celui qui est réellement responsable des parentés et grâce auquel nous pourrions tirer les bonnes (= vraies) conclusions phylogénétiques ? Le seul modèle minimaliste à appliquer initialement, parce qu'il faut bien commencer par faire quelque chose, est celui qui permet de voir ce que donne une analyse de caractères visant à mettre en évidence (en tant qu'hypothèses) les deux seules transformations évolutives : les synapomorphies et les homoplasies. L'approche cladistique minimise le bruit (homoplasies) sans l'éliminer et maximise le signal (synapomorphie) sans le surévaluer. Cela n'empêche pas, ensuite, d'appliquer au « *pattern* » ainsi construit tous les modèles évolutifs aussi variés qu'imaginatifs que l'on peut souhaiter (Goujer & Tassy 1994), modèles visant éventuellement à minimiser le signal et à maximiser le bruit, ou à introduire des événements cachés que la seule observation de la matrice de données est incapable de restituer. Modèles évolutifs ? Dans la plupart des travaux actuels, l'efficacité des

méthodes phylogénétiques – en l'occurrence l'approche de parcimonie – est évaluée au moyen de l'effet produit par l'application de différents modèles évolutifs sur le résultat phylogénétique, compte tenu d'un arbre vrai, préétabli (voir notamment Huelsenbeck & Hillis 1993 ; Hillis *et al.* 1994 ; Huelsenbeck 1995). Sur le plan empirique, ces modèles sur les processus sont le plus souvent liés à l'estimation de comportements évolutifs variables des nucléotides (ce qui débouche sur des pondérations de transformations). Patterson (1994) y voit des hypothèses sur les caractères (donc de l'analyse de caractères, donc du « *pattern* »), non des hypothèses sur les processus évolutifs. Autre débat !

Cette digression sur les pratiques phylogénétiques actuelles, particulièrement en biologie moléculaire, n'est pas hors sujet. Hennig, le premier, a conçu un processus évolutif mettant en échec l'analyse cladistique. Je vois sa conclusion pragmatique comme une manifestation de confiance dans l'analyse des caractères observés – sans lesquels la systématique ne serait pas ce qu'elle est –, ce qui revient à privilégier un modèle qui ne multiplie pas les événements évolutifs sans nécessité (Nelson 1994, se réclamant d'Aristote). Ce modèle consiste tout simplement à admettre *a priori* que le passage d'états dérivés est signe de proche parenté. Autrement dit, la conclusion de Hennig peut être comprise comme un plaidoyer pour la parcimonie (la « congruence » selon le vocabulaire hennigien, Hennig 1966 : 122) et anticipe les discussions contemporaines à propos de phylogénies moléculaires. « Si nous ne savons rien, alors la parcimonie (minimiser les changements à partir des données) est le meilleur moyen de sélectionner l'arbre » : ces mots de Penny *et al.* [1994 : 218, « *If we don't know anything, then parsimony (minimizing changes to the data) is the best we can do for selecting the tree* »] viennent après bien des débats sur la qualité des méthodes d'analyse phylogénétique et leur capacité à restituer l'arbre vrai. J'ajouterai que Penny *et al.* soutiennent néanmoins la pondération des transformations (« *corrected parsimony* ») chaque fois que l'on a des raisons de le faire, c'est-à-dire si l'on sait quelque chose, pour reprendre leurs termes : pragmatisme n'est pas synonyme d'aveuglement.

LA CLASSIFICATION DES FOSSILES ET LA SYSTÉMATIQUE PHYLOGÉNÉTIQUE

S'il est clair que les fossiles ne sont pas exclus par Hennig de la reconstruction phylogénétique, leur traitement systématique, c'est-à-dire leur inclusion dans la classification, peut poser quelques problèmes dont le principal a trait à l'extension et la compréhension que l'on doit donner aux taxons dès lors que ces derniers incluent des fossiles. Une solution à ce problème, liée aux pratiques évolutionnistes (Simpson 1961), fut de définir des groupes ancestraux à partir de critères liés aux théories sur les processus (le plus souvent adaptatifs), groupes qui se révèlent le plus souvent paraphylétiques selon les critères cladistiques, voire même polyphylétiques.

Hennig (1966) a d'abord cherché à assigner les taxons aux catégories de la classification zoologique sur la base objective de l'âge géologique d'origine des groupes frères. Comme il est dit plus haut, l'âge géologique n'est pas seulement posé au travers de la découverte des fossiles mais en fonction des hypothèses sur la séquence des branchements, que les clades analysés aient ou non des représentants fossiles. Par exemple, dans cette optique, un clade remontant à une époque située entre le Crétacé supérieur et l'Oligocène (âge V selon Hennig 1966 : 186) est classifié au niveau ordinal. Cependant, ultérieurement, dans

Stammesgeschichte der Insekten, Hennig (1969 : 10 ; 1981 : xviii) abandonna cette approche en soulignant que les débats consacrés à la question du choix du rang des taxons étaient à la fois subsidiaires et stériles. Autrement dit, les catégories linnéennes et le système nomenclatural associé n'offrent pas un cadre fonctionnel à l'expression des relations phylogénétiques entre clades ; ce point de vue, répété par Løvtrup (1973) et Griffiths (1976 : 168, où on lit que le livre de Hennig est paradigmatique) notamment, a aujourd'hui ses avocats (par exemple Willmann 1989 ; De Queiroz & Gauthier 1990 ; Laitin 1998). De la sorte, dans la classification des insectes selon Hennig (1969, 1981), les taxons de rang supérieur ne sont pas rapportés à des catégories formelles : le seul nom catégorisé des taxons ne dit rien de leur rang.

En outre, dans ce même ouvrage, Hennig (1969 : 30, fig. 6 ; 1981 : 25, fig. 6) donne une définition originale des taxons selon qu'ils contiennent (« *Gruppe* ») ou non (« **Gruppe* ») les fossiles qui leur sont apparentés (Fig. 5). Par exemple, les **Trichoptera* sont le clade renfermant les espèces issues du dernier ancêtre commun des trichoptères actuels et les *Trichoptera* sont le clade renfermant les **Trichoptera* ainsi que tous les taxons fossiles plus proches des **Trichoptera* que de leur groupe frère (en l'occurrence les *Lepidoptera*). La conséquence générale

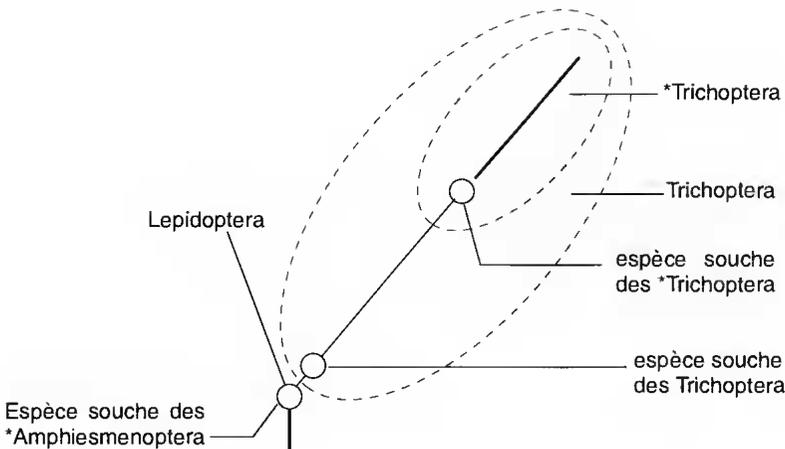


FIG. 5. — Les notions de « groupe » et de « groupe apical » selon Hennig. Le nom du groupe apical est accompagné d'un astérisque (*) (modifié de Hennig 1969).

de cette proposition est que dans le système formé par deux groupes frères un taxon fossile est inclus dans un clade fondé sur les représentants actuels dès lors que sa position est clairement identifiée par rapport aux deux groupes frères. Par exemple, en matière de classification des vertébrés, les taxons Synapsida et Theropsida sont des synonymes de Mammalia et le premier pélycosaure carbonifère est un membre des Mammalia, même s'il n'est pas un membre des *Mammalia. Jefferies (1979) a exprimé le concept de **Gruppe* (*groupe) sous le binôme « *crown group* » que l'on peut traduire littéralement en français par « groupe-couronne » quoique les expressions « *taxon coronal* » (Janvier 1998 : 347) ou, mieux encore, « groupe apical » (Goujet comm. pers.) devraient faire jurisprudence.

Cette approche, parfaitement logique, butte malgré tout sur un point nomenclatural. Le point de départ – c'est-à-dire la catégorie assignée au *groupe apical – reste du domaine de l'arbitraire (Tassy 1988). Quel mammalogiste ou paléomammalogiste déciderait, par exemple, d'abandonner tels et tels taxons de rang ordinal à l'intérieur des Mammalia ; et s'il le fait, comment pourrait-il entraîner l'adhésion ? Aussi, dans la nature actuelle, l'ordre des Proboscidea est-il identique à la famille des Elephantidae (dans la Figure 6 on peut remplacer Proboscidea et *Proboscidea respectivement par Elephantidae et *Elephantidae). De la même façon, l'ordre des Hyracoidea n'est pas différent de la famille des Procaviidae, sans citer le célèbre exemple des Tubulidentata et de *Orycteropus afer* (l'ordre des Tubulidentata est restreint dans la nature actuelle à la seule espèce *O. afer*, autrement dit la redondance de la classification est totale, depuis la catégorie espèce jusqu'à la catégorie ordre). Bref, en dehors d'un illusoire conclave où les spécialistes décideraient quels sont les rangs des taxons de référence actuels à retenir – décision arbitraire ou démocratique, ce qui revient ici au même – on ne voit pas émerger de solution pratique. C'est peut-être la raison pour laquelle cette approche n'a été que peu discutée jusqu'à une époque récente. Aujourd'hui les questions de la compréhension des taxons reconnus dans la classification – donc nommés – et de leur significa-

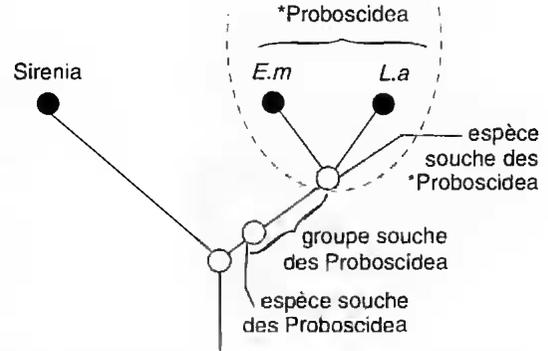


FIG. 6. — Cladogramme des Tethytheria actuels (éléphants et siréniens) montrant les notions de « groupe », de « groupe apical », et de « groupe-souche véritable » selon Hennig, appliquées aux Proboscidea. Le groupe-souche véritable des Proboscidea inclut toutes les branches fossiles plus proches parentes des *Proboscidea que des Sirenia. L'espèce-souche des *Proboscidea est l'espèce ancestrale commune aux seuls proboscidiens actuels, l'espèce-souche des Proboscidea est l'espèce ancestrale de tous les proboscidiens actuels et fossiles. Dans cette figure, on peut remplacer indifféremment Proboscidea et *Proboscidea respectivement par Elephantidae et *Elephantidae. *E.m.*, *Elephas maximus* ; *L.a.*, *Loxodonta africana*.

tion dans le contexte phylogénétique refont pourtant surface dans les cercles paléontologiques (Rowe 1988 ; De Queiroz & Gauthier 1990 ; Rowe & Gauthier 1992 ; De Queiroz 1994).

Par ailleurs, même s'il dénonce dans une perspective phylogénétique la paraphylie des taxons actuels, Hennig (1969 : 36-39, fig. 8 ; 1981 : 33-35, fig. 8) admet des taxons paraphylériques si ceux-ci ne comprennent que des fossiles et dès lors que la structure de parenté qu'ils partagent est celle d'un « *echte Stammgruppe* », que l'on peut traduire simplement par « groupe-souche véritable » (et qui est traduit en anglais par « *valid stem-group* »). Ultérieurement, Ax (1985) a proposé la notion de « *stem lineage* », mais malgré la démonstration de cet auteur je n'ai pas réussi à différencier sa « lignée souche » du groupe-souche véritable de Hennig. Le groupe-souche véritable (comme la « lignée souche » de Ax) d'un *groupe apical est ainsi formé de l'ensemble des fossiles qui se situent entre le dernier ancêtre commun des membres du groupe et le dernier ancêtre commun dudit groupe et de son groupe frère (Fig. 6). À l'inverse, un « *unechte Stammgruppe* » (traduit en anglais par « *invalid*

stem-group ») – que je traduis par « groupe-souche factice » qui, à mon sens, est meilleur sur le plan de l'assonance que « groupe-souche faux » –, se situe à la base de plusieurs clades et est exclu tant au point de vue phylogénétique que nomenclatural.

Cette approche évoque la construction des groupes ancestraux des évolutionnistes à deux différence majeures près. Le groupe-souche véritable n'est défini que par rapport à un schéma cladistique et il ne comprend que des fossiles. Il reste que cette entorse paléontologique au strict principe de subordination des clades assumée par Hennig n'a pas entraîné l'adhésion des paléontologues cladistes. Ces derniers ont préféré classer les fossiles sans nommer de groupes paraphylétiques par le biais de conventions telles que la mise en séquence (Nelson 1972, 1974) ou la notion de plésion (Patterson & Rosen 1977) – le plésion étant une catégorie de n'importe quel rang incluant tout clade fossile et située, au moyen de la mise en séquence, dans une classification fondée sur les taxons actuels (voir notamment discussions dans Tassy 1981b, 1988). D'autres points de vue soutiennent une subordination. Les idées de Hennig en matière d'espèce-souche et de groupe-souche exprimées en 1969 ont été revivifiées tardivement par les paléontologues avec notamment les concepts de « méta-espèce » et de « métataxon » (Donoghue 1985 ; Archibald 1994) qui sont deux groupes-souches véritables, l'un de rang spécifique, l'autre de rang supra-spécifique.

Il est manifeste que, durant les années soixante-dix, les paléontologues soucieux de maintenir certains des concepts évolutionnistes n'ont pas utilisé la notion défendue par Hennig de « groupe-souche véritable », qui sauvegarde l'existence de certains groupes fossiles paraphylétiques à la structure de parenté non ambiguë, préférant l'usage de groupes ancestraux aux contours flous. L'auraient-ils fait dans la mouvance de la propagation des idées hennigiennes que la cladistique d'aujourd'hui serait peut-être différente ; mais, après tout, c'est bien de cela dont parlent les travaux de Donoghue et de Archibald que je viens de citer. Peut-être la notion de paraphylie chez les groupes fossiles sera-t-elle positivement réévaluée dans les cercles cladistiques.

Il reste que les débats actuels à propos de l'impact des fossiles sur les classifications ne font donc que reprendre la démarche hennigienne de 1969 ; l'héritage hennigien est ici patent mais les solutions préconisées sont loin de faire l'unanimité.

CONCLUSION SOMMAIRE

En matière de paléontologie, à lire aujourd'hui des articles et ouvrages de référence tout imprégnés d'analyse cladistique (Donoghue *et al.* 1989 ; Novacek 1992 ; Forey 1992 ; Smith 1994), il est patent que le fossile a toute sa place dans la recherche phylogénétique. En parallèle, si la cladistique intègre volontiers les données paléontologiques, les paléontologues ont peu intégré les méthodes cladistiques : une lecture attentive de la production paléontologique de ces dernières années, dans les revues mêmes de paléontologie, dénote une indiscutable évolution de la discipline dans cette direction (Goujet & Tassy 1997).

Aujourd'hui, la lecture de *Phylogenetic Systematics* et de *Die Stammesgeschichte der Insekten* n'est pas seulement un exercice d'histoire des sciences. Elle permet de mesurer très exactement, dans un contexte que j'estime toujours actuel, le rôle assigné à la paléontologie dans la reconstruction phylogénétique. Surtout, il est significatif que l'on puisse trouver, dans ces deux ouvrages des années soixante, deux sujets au cœur des débats actuels. D'une part, le débat sur le lien entre procédé méthodologique et processus évolutif qui anime les travaux des phylogénéticiens où la biologie moléculaire d'aujourd'hui (bien entendu absente de Hennig 1966) tient la plus grande place. D'autre part, celui sur le statut taxinomique des taxons incluant des fossiles. Il est tout autant significatif, à propos de processus évolutif, d'avoir été amené à évoquer la biologie moléculaire à partir d'une réflexion sur la paléontologie : une façon de souligner la pertinence et la richesse de l'œuvre de Hennig en général et de *Phylogenetic Systematics* en particulier.

Depuis près de trente ans, on a beaucoup paraphrasé Hennig sans pour autant apporter toujours de nouveauté. Certes, conclure, en matière

de phylogénétique, que tout a été dit par Hennig à la fin des années soixante confinerait à la cuisine. Et pourtant, il est peu de questions phylogénétiques importantes que Hennig n'ait entrevues. Vis-à-vis de la paléontologie, en tout cas, il est difficile de prendre en défaut Hennig qui a parfaitement vu la nature de l'information apportée par les fossiles – et sa vraie richesse. Hennig n'était pas paléontologue ; il était phylogénéticien, ceci compense cela, manifestement !

Remerciements

Je remercie Hervé Lelièvre qui m'a convaincu d'écrire cet article d'abord conçu pour une présentation orale lors de la réunion annuelle de la Société Française de Systématique. Ma lecture de *Die Stammesgeschichte der Insekten* (et singulièrement en matière de traduction de la langue de Hennig) a grandement bénéficié, comme à l'accoutumée, des lumières de Claude Dupuis qui a, par ailleurs, critiqué de façon aussi incisive que constructive une première version de ce texte. Je souligne, comme il se doit, que les erreurs et les lacunes qui persistent sont de mon fait. Remerciements également à Jean Roman qui m'a permis de ne pas faire d'erreur à propos d'échinoïdes. Les illustrations sont de Françoise Pilard (MNHN).

RÉFÉRENCES

- Archibald J. D. 1994. — Metataxon concepts and assessing possible ancestry using phylogenetic systematics. *Systematic Biology* 43: 27-40.
- Ax P. 1985. — Stem species and the stem lineage concept. *Cladistics* 1: 279-287.
- Benton M. J. & Hitchin R. 1996. — Testing the quality of the fossil record by groups and by major habitats. *Historical Biology* 12: 111-157.
- Benton M. J. & Stofrs G. W. 1994. — Testing the quality of the fossil record ; paleontological knowledge is improving. *Geology* 22: 111-114.
- Darlu P. & Tassy P. 1993. — *La reconstruction phylogénétique ; concepts et méthodes*. Masson, Paris, 245 p.
- De Jong R. 1980. — Some tools for evolutionary and phylogenetic studies. *Zeitschrift für zoologisches Systematik und Evolutionsforschung* 18: 1-23.
- Depéret C. 1907. — *Les transformations du monde animal*. Flammarion, Paris, 360 p.
- De Queiroz K. 1994. — Replacement of an essentialistic perspective on taxonomic definitions as exemplified by the definition of "Mammalia". *Systematic Biology* 43: 497-510.
- De Queiroz K. & Gauthier J. 1990. — Phylogeny as a central principle in taxonomy: phylogenetic definitions of taxon names. *Systematic Zoology* 39: 307-322.
- Donoghue M. J. 1985. — A critic of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. *Bryologist* 88: 172-181.
- Donoghue M. J., Doyle J. A., Gauthier J., Kluge A. G. & Rowe T. 1989. — The importance of fossils in phylogeny reconstruction. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 431-460.
- Dupuis C. 1979. — Permanence et actualité de la systématique : la « systématique cladistique » de Willi Hennig. *Cahiers des Naturalistes* 34 (1978) : 1-69.
- 1986. — Darwin et les taxinomies d'aujourd'hui : 215-240. in Tassy P. (coord.), *L'ordre et la diversité du vivant*. Fayard/Fondation Diderot, Paris.
- Eldredge N. & Cracraft J. 1980. — *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*. Columbia University Press, New York, 349 p.
- Farris J. S. 1983. — The logical basis of phylogenetic analysis: 7-36. in Platnick N. I. & Funk V. A. (eds), *Advances in Cladistics*, volume 2. Columbia University Press, New York.
- Felsenstein J. 1978. — Cases in which parsimony or comparability methods will be positively misleading. *Systematic Zoology* 27: 401-410.
- 1981. — A likelihood approach to character weighing and what it tells us about parsimony and comparability. *Biological Journal of the Linnean Society* 16: 183-196.
- 1983. — Parsimony in systematics: biological and statistical issues. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14: 313-333.
- Fisher D. C. 1992. — Stratigraphic parsimony: 124-129. in Maddison W. P. & Maddison D. R. (eds), *Excerpts from MacClade version 3*. Sinauer Associates Inc., Sunderland.
- Forey P. L. 1982. — Neontological analysis versus palaeontological stories: 119-157. in Joysey K. A. & Friday A. E. (eds), *Problems of phylogenetic Reconstruction*. Academic Press, London.
- 1992. — Fossils and cladistic analysis : 124-136. in Forey P. L., Humphries C. J., Kirching I. J., Scotland R. W., Siebert D. J. & Williams D. M. (eds), *Cladistics, a Practical Course in Systematics*. Clarendon Press, Oxford.
- Gardiner B. G. 1982. — Tetrapod classification. *Zoological Journal of the Linnean Society* 74: 207-232.
- Gaudry A. 1866. — *Considérations générales sur les animaux fossiles de Pikermi*. Savy, Paris, 68 p.
- Gauthier J., Kluge A. & Rowe T. 1988. — Amniore phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics* 4: 105-209.
- Gingerich P. D. 1979. — The stratophenetic approach

- to phylogeny reconstruction in vertebrate paleontology: 41-77, in Cracraft J. & Eldredge N. (eds.), *Phylogenetic analysis and paleontology*. Columbia University Press, New York.
- Godinot M. 1997. — Du déchiffrement des familles à la compréhension de l'évolution: l'exemple chez les primates: 89-101, in Exbrayat J.-N. & Flatin J. (dirs.), *L'évolution biologique, science, histoire ou philosophie?* Vrin, Paris.
- Goujet D. & Tassy P. 1994. — Analyse cladistique et/ou analyse de parcimonie: 43-52, in Tassy P. & Lelièvre H. (coords), *Systématique et phylogénie, Biosystème 11*. Société Française de Systématique, Paris.
- 1997. — Paléontologie et cladisme: l'actualité des relations, in Rachebœuf P. & Gayet M. (eds), *Actualités Paléontologiques, Géobios, Mémoire Spécial 20*: 283-290.
- Goujet D., Janvier P., Rage J.-C. & Tassy P. 1983. — Structure ou modalité de l'évolution: point de vue sur l'apport de la paléontologie, in *Modalités, rythme et mécanismes de l'évolution biologique, Colloque international du CNRS 330*: 137-143.
- Griffiths G. C. D. 1976. — The future of Linnaean nomenclature. *Systematic Zoology* 25: 168-173.
- Halstead L. B. 1981. — Halstead's defence against irrelevancy. *Nature* 292: 403, 404.
- Harper C. W. Jr & Platnick N. 1978. — Phylogenetic and cladistic hypotheses: a debate. *Systematic Zoology* 27: 354-362.
- Hennig W. 1938. — Die Gattung *Rhachicercus* und ihre Verwandten im Baltischen Bernstein (Diptera). *Zoologischer Anzeiger* 123: 33-41.
- 1939. — Über einen Floh aus der Bernstein-sammlung des Herrn Scheele (Aphanipetra: Ctenopsyllidae). *Arbeiten über morphologische und taxonomische Entomologie* 6: 330-332.
- 1966. — *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana, 263 p.
- 1969. — *Die Stammesgeschichte der Insekten*. Waldemar Kramer, Frankfurt am Main, 436 p.
- 1974. — Kritische Bemerkungen zur Frage "cladistic analysis or cladistic classification". *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 12: 279-294.
- 1981. — *Insect Phylogeny*. John Wiley & Sons, Chichester, 514 p.
- 1982. — *Phylogenetische Systematik*. Paul Parey, Berlin & Hamburg, 246 p.
- Hilgendorf F. 1867. — Über *Planorbis multiformis* im Steinheimer Süßwasserkalk. *Monatsberichte kgl. preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin* 1866: 474-504.
- 1879. — Zur Streitfrage des *Planorbis multiformis*. *Kosmos* 5: 10-22, 90-99.
- Hillis D. M., Huelsenbeck J. P. & Cunningham C. W. 1994. — Application and accuracy of molecular phylogenies. *Science* 264: 671-674.
- Hitchin R. & Benton M. J. 1997. — Stratigraphic indices and tree balance. *Systematic Biology* 46: 563-569.
- Hoffstetter R. 1973. — Origine, compréhension et signification des taxons de rang supérieur: quelques enseignements tirés de l'histoire des mammifères. *Annales de Paléontologie, Vertébrés* 59: 137-169.
- Huelsenbeck J. P. 1994. — Comparing the stratigraphic record to estimates of phylogeny. *Paleobiology* 20: 470-483.
- 1995. — Performance of phylogenetic methods in simulation. *Systematic Biology* 44: 7-48.
- Huelsenbeck J. P. & Hillis D. M. 1993. — Success of phylogenetic methods in the four-taxon case. *Systematic Biology* 42: 247-264.
- Janvier P. 1984. — Cladistics: theory, purpose, and evolutionary implications: 39-75, in Pollard J. W. (ed.), *Evolutionary Theory: Paths into the Future*. John Wiley and Sons, Chichester.
- 1986. — L'impact du cladisme sur la recherche dans les sciences de la vie et de la terre: 99-120, in Tassy P. (coord.), *L'ordre et la diversité du vivant*. Fayard/Fondation Diderot, Paris.
- 1998. — Les classifications phylogénétiques des vertébrés actuels et fossiles, *Bulletin de la Société Zoologique de France* 122 (1997): 341-354.
- Jefferies R. S. P. 1979. — The origin of chordates — a methodological essay: 443-477, in House M. R. (ed.), *The Origin of Major Invertebrate Groups*. Systematics Association, Special Volume 12. Academic Press, London.
- Laurin M. 1998. — The importance of global parsimony and historical bias in understanding tetrapod evolution. Part 1. *Systematics, middle ear evolution and jaw suspension*. *Annales des Sciences Naturelles* 1: 1-42.
- Levinton J. 1988. — *Generics, Paleontology and Macroevolution*. Cambridge University Press, Cambridge, 637 p.
- Løvtrup S. 1973. — Classification convention and logic. *Zoologica Scripta* 2: 49-61.
- 1977. — *The Phylogeny of Vertebrates*. John Wiley & Sons, London, 330 p.
- Mayr E. 1974. — Cladistic analysis or cladistic classification. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 12: 94-128.
- 1986. — La systématique évolutionniste et les quatre étapes du processus de classification: 143-160, in Tassy P. (coord.), *L'ordre et la diversité du vivant*. Fayard/Fondation Diderot, Paris.
- Nelson G. 1972. — Phylogenetic relationships and classification. *Systematic Zoology* 21: 227-230.
- 1974. — Classification as an expression of phylogenetic relationships. *Systematic Zoology* 22: 344-359.
- 1994. — Homology and systematics: 101-149, in Hall B. K. (ed.), *Homology, the Hierarchical Basis of Comparative Biology*. Academic Press, San Diego.
- Nelson G. & Platnick N. 1981. — *Systematics and*

- Biogeography; Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, New York, 567 p.
- Norell M. A. 1992. — Taxic origin and temporal diversity: the effect of phylogeny: 89-118, in Novacek M. J. & Wheeler Q. D. (eds), *Extinction and Phylogeny*. Columbia University Press, New York.
- Norell M. A. & Novacek M. J. 1992. — The fossil record and evolution: comparing cladistic and paleontological evidence for vertebrate history. *Science* 255: 1690-1693.
- Novacek M. J. 1992. — Fossils as critical data for phylogeny: 46-88, in Novacek M. J. & Wheeler Q. D. (eds), *Extinction and Phylogeny*. Columbia University Press, New York.
- Patterson C. 1977. — The contribution of paleontology to teleostean phylogeny: 579-643, in Hecht M. K., Goody P. C. & Hecht B. C. (eds), *Major Patterns in Vertebrate Evolution*. Plenum Press, New York.
- 1981. — Significance of fossils in determining evolutionary relationships, *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 195-223.
- 1994. — Null or minimal models: 173-191, in Scotland R. W., Siebert D. J. & Williams D. M. (eds), *Models in Phylogeny Reconstruction*. Clarendon Press, Oxford.
- Patterson C. & Rosen D. E. 1977. — Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 158: 81-172.
- Paul C. R. C. 1982. — The adequacy of the fossil record: 119-157, in Joysey K. A. & Friday A. E. (eds), *Problems of Phylogenetic Reconstruction*. Academic Press, London.
- Penny D., Lockhart P. J., Steel M. A. & Henny M. D. 1994. — The role of models in reconstructing evolutionary trees: 211-230, in Scotland R. W., Siebert D. J. & Williams D. M. (eds), *Models in Phylogeny Reconstruction*. Clarendon Press, Oxford.
- Rowe T. 1988. — Definition, diagnosis and origin of Mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8: 241-264.
- Rowe T. & Gauthier J. 1992. — Ancestry, paleontology and definition of the name Mammalia. *Systematic Biology* 41: 372-378.
- Salles L. de Oliveira 1995. — *Phylogénie des ongulés basaux: l'évolution du complexe dentaire (morphologie des dents jugales supérieures) chez les « condylarthres » du Crétacé supérieur à l'Éocène et l'émergence des cétacés (Ungulata, Mammalia): avec la formulation d'un nouvel indice de cohérence stratophylogénétique: l'indice de Gaudry*. Thèse de l'université Paris VII, Paris, 477 p.
- Schaefer B., Hecht M. K. & Eldredge N. 1972. — Phylogeny and paleontology, in Dobzhansky Th., Hecht M. K. & Steere W. M. C. (eds), *Evolutionary Biology*, Volume 6, Century-Crofts, New York: 31-46.
- Schlee D. 1978. — In Memoriam Willi Hennig 1913-1976. Eine biographische Skizze. *Entomologia Germanica* 4: 377-391.
- 1981. — Introduction to the English edition: xiii-xv, in Hennig W., *Insect Phylogeny*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Schmidt-Kittler N. & Willmann R. (eds) 1989. — Phylogeny and the Classification of Fossil and Recent Organisms. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 28: 1-300.
- Schoch R. M. 1986. — *Phylogeny Reconstruction in Paleontology*. Van Nostrand Reinhold Company, New York, 353 p.
- Siddall M. E. 1996. — Stratigraphic consistency and the shape of things. *Systematic Biology* 45: 111-115.
- Simpson G. G. 1961. — *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia University Press, New York, 247 p.
- 1975. — Recent advances in methods of phylogenetic inference: 3-19, in Luckett W. P. & Szalay F. S. (eds), *Phylogeny of the Primates, a Multi-disciplinary Approach*. Plenum Press, New York.
- Smith A. B. 1984. — *Echinoid Palaeobiology*. Special Topics in Palaeontology 1. George Allen & Unwin, London, 190 p.
- 1994. — *Systematics and the Fossil Record*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 223 p.
- Sober E. 1983. — Parsimony methods in systematics: 37-47, in Platnick N. I. & Funk V. A. (eds), *Advances in Cladistics*, volume 2. Columbia University Press, New York.
- 1988. — *Reconstructing the Past*. The MIT Press, Cambridge, 265 p.
- Tassy P. 1981a. — Phylogeny as the history of evolution and phylogeny as a result of scientific investigation: the significance of paleontological data: 65-73, in Martinell J. (ed.), *Concept and Method in Paleontology. International symposium on Concept and Method in Paleontology*. Contributed Papers, University of Barcelona.
- 1981b. — Le crâne de *Moeritherium* (Proboscidea, Mammalia) de l'Éocène de Dor-el-Talha (Libye) et le problème de la classification phylogénétique du genre dans les Tethytheria McKenna, 1975. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, série 4, C, 3 : 87-147.
- 1988. — The classification of Proboscidea: how many cladistic classifications? *Cladistics* 4: 43-57.
- 1991. — *L'Arbre à remonter le temps*. Christian Bourgeois, Paris, 352 p.
- 1993. — Biochronologie, polarité des caractères et critère de « précédence géologique ». in Gayet M. (dir.), Palébiochronologie en domaines marin et continental, *Paléovox* 2 : 68.
- 1996a. — Le cladisme trente ans après *Phylogenetic Systematics*; quelques remarques à propos de débats récents. *Vie et Milieu* 46 : 115-123.

- 1996b. — Grades and clades: paleontological perspective of phylogenetic issues, in Meikle W. E., Howell F. C. & Jablonski N. G. (eds), *Contemporary Issues in Human Evolution. California Academy of Science Memoirs* 21: 55-76.
- Thenius E. 1979. — Hennig's phylogenetische Systematik und paläontologische Befunde, *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1979: 406-414.
- Waagen W. 1869. — Die Formenreihe des *Ammonites subradiatus*. Versuch einer paläontologischen Monographie: 179-256, in Benecke E. W. (ed.), *Geognostisch-paläontologischen Beiträgen*, Band 2. R. Oldenbourg, München.
- Wagner P. J. 1995. — Stratigraphic tests of cladistics hypotheses. *Paleobiology* 21: 153-178
- Willmann R. 1989. — Palaeontology and the systematization of natural taxa, in Schmidt-Kittler N. & Willmann R. (eds), *Phylogeny and the Classification of Fossil and Recent Organisms. Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 28: 267-291.
- Zimmerman W. 1937. — Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik and anderer Gruppierungswissenschaften: 941-1053, in Abderhalden E. (ed.), *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*, Abteilung 9. Urban & Schwarzenberg, Berlin.

*Soumis pour publication le 22 septembre 1997 ;
accepté le 24 mars 1998.*